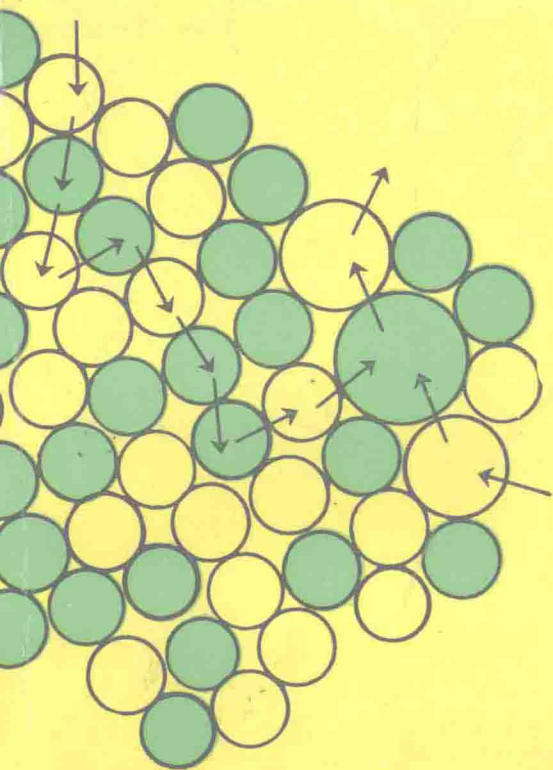


植物生理学概论

刘兴坦 鹿海林 主编



青岛海洋大学出版社

植物生理学概论

主 编 刘兴坦 鹿海林

副主编 覃守云 王洪晶 李淑珍 严晓华

高松花 张友田 姜兆俊 王启木

编 委 (以姓氏笔划为序)

王洪晶 王启木 尹艺琳 卞 勇

刘兴坦 杜广平 严晓华 陈洪莉

李淑珍 张福维 张友田 张建军

姜兆俊 高松花 覃守云 鹿海林

青岛海洋大学出版社

鲁新登字15号

植物生理学概论

林朝晖 王兴俊 主编

李国光 李国光 王兴俊 王兴俊 王兴俊

王兴俊 王兴俊 王兴俊 王兴俊

(青岛海洋大学出版社出版)

王兴俊 王兴俊 王兴俊 王兴俊

王兴俊 王兴俊 王兴俊 王兴俊

植物生理学概论

王兴俊 刘兴坦 鹿海林 主编

王兴俊 王兴俊 王兴俊 王兴俊

青岛海洋大学出版社出版发行

青岛市鱼山路5号

邮政编码 266003

新华书店经销

菏泽市第二印刷厂印刷

1994年8月第一版 1994年8月第一次印刷

32开本(787×1092毫米) 10.875印张 235千字

印数1—3000册

ISBN 7-81026-588-1/Q·22

定价6.20元

前 言

植物生理学是农学类各专业及师范院校生物系必修的一门专业基础课程。为使学生更好地学习和掌握这门课程，特编写了这本《植物生理学概论》。

本书分两篇：第一篇是植物生理学基础理论。本篇分九章，各章又按“概要——名词解释——难点、重点释疑——练习题”为线编写。其中“难点重点释疑”最能反映本篇的特点，对教材中的难点、重点抓得准确，讲得清楚，既有对老难问题的透彻分析，又有对学科进展动态的简要介绍。第二篇为植物生理学实用技术。包括果蔬贮藏、切花保鲜、生长物质的应用及化学除草。简述原理、介绍方法、突出实用为本篇的特点。

本书编写分工是：第一章由陈洪莉执笔；第二章由卞勇执笔；第三章由章守云执笔；第四章由杜广平执笔；第五章由王洪晶执笔；第六章由李淑珍执笔；第七章由高松花执笔；第八章由张友田执笔；第九章由王启木执笔；第十章由张福维执笔；第十一章由尹艺琳执笔；第十二章由严晓华执笔；第十三章由姜兆俊执笔。全书由副主编统稿，主编编著定稿。

编写过程中，我们曾两次组织一些长期从事教学工作、具有丰富的教学经验和较高学术水平的教师对书稿统审，广泛征求意见，几经修改。尽管如此，限于我们的水平，加上时间比较匆促，书中不妥和错误之处一定不少，敬请读者予以指正。

编 者

1994、8

目 录

第一篇	基础理论.....	(1)
第一章	植物的水分生理.....	(3)
第二章	植物的矿质及氮素营养.....	(26)
第三章	植物的光合作用.....	(51)
第四章	植物的呼吸作用.....	(87)
第五章	植物激素.....	(116)
第六章	植物的生长生理.....	(141)
第七章	植物的生殖生理.....	(155)
第八章	植物的成熟和衰老生理.....	(184)
第九章	植物的逆境生理.....	(208)
第二篇	实用技术.....	(231)
第十章	果蔬贮藏.....	(233)
第十一章	切花保鲜.....	(257)
第十二章	植物生长物质的应用.....	(282)
第十三章	除草剂的应用.....	(309)
参考文献		(340)

第一篇 基础理论

第一章 植物的水分代谢

一、概要

生命因有水而产生，也因有水而存在，任何形式的生命活动都必须在一定的细胞水分含量的情况下才能进行，植物的生命活动亦如此。

植物的水分代谢是一种矛盾运动，根系吸收水分，叶片散失水分，水分的吸收和散失又决定了水分在植物体内的运动状态。本章讨论的中心问题就是植物体如何通过自身的调节能力来维持其体内水分的收支平衡，以进行正常的生命活动的。

根系的吸水以细胞吸水为基础，植物细胞以渗透吸水为主，吸水动力来自于细胞内外的水势之差。一个典型的植物细胞的水势由三部分组成，即渗透势 ψ_s 、压力势 ψ_p 和衬势 ψ_m 。根系吸水 and 水分沿导管上升的主要动力是由地上部分的蒸腾而造成的蒸腾拉力。

蒸腾作用的实质就是植物体对水分的蒸发。但它是一个生理过程，要比单纯的物理的蒸发复杂得多，它受到植物体结构和气孔行为的调节控制。

通过本章的学习，要求理解和掌握水势的概念及细胞水势的构成；认识植物细胞间、组织器官间水分移动的规律；理解细胞、根系的吸水原理；掌握气孔运动的机制；并能运

用植物水分生理的知识指导农业生产。

二、名词解释

1. 束缚水和自由水：植物细胞中水的存在状态。凡是与细胞组分（原生质胶粒、膜结构以及细胞壁）紧密结合而不能自由活动的水称为束缚水。未与细胞组分紧密结合，能够自由活动的水称为自由水。自由水直接参与植物的生理代谢活动；束缚水则与植物的抗逆能力有关。

2. 扩散和渗透：物质分子或离子顺着化学势梯度或浓度梯度迁移的现象叫扩散。渗透作用是扩散作用的一种特殊形式，是指溶剂分子通过分别透性膜的扩散。

3. 偏摩尔体积：指在一定的温度、压力和浓度下，一摩尔的某组分在混合物中所体现出来的体积。

4. 水势：指每偏摩尔体积水的化学势差。即体系中水的化学势与同温度、 $1.013 \times 10^5 \text{ pa}$ 下纯水的化学势之差被其偏摩尔体积来除所得的商。单位是帕斯卡（pa）。

5. 渗透势：由于溶液中溶质的存在而引起的水势降低值。也称为溶质势，用 ψ_s 表示。

6. 压力势：指在植物组织细胞中由于静水压的存在而增加的水势值。用 ψ_p 表示。

7. 衬质势：由于细胞的胶体物质（衬质）的亲水性及毛细管力的存在而引起的水势降低值称为衬质势，一般用 ψ_m 表示。

8. 质壁分离和质壁分离复原：当细胞处于低水势液中时，由于液泡水分的流失而使细胞原生质体与细胞壁相分离的现象称为质壁分离。如果将发生质壁分离的植物细胞浸在

水势较高的稀溶液或清水里，外液的水分便会重新进入细胞，液泡变大，整个原生质体又慢慢恢复原来的状态而与细胞壁重新接触，这种现象称为质壁分离复原。质壁分离和质壁分离复原是植物的生活细胞所具有的一种特性。

9. 萎蔫：指某些植物在水分亏缺严重时，细胞失去紧张度，茎叶下垂的现象。萎蔫的植物若降低蒸腾后即能消除水分亏缺，恢复原状的，称为暂时萎蔫。如通过降低蒸腾仍不能使萎蔫植物消除水分亏缺，恢复原状的，称为永久萎蔫。

10. 永久萎蔫系数：植物发生永久萎蔫时土壤含水量占土壤干重的百分比称为永久萎蔫系数。此时土壤中的水分全部是无效水。

11. 蒸腾效率和蒸腾系数：植物每消耗一千克水所形成的干物质的克数，或者说，植物在一定生长期内积累的干物质（克）与其蒸腾失水量（千克）的比值称为蒸腾效率。一般植物的蒸腾效率为1~8克。蒸腾系数是指植物每制造一克干物质所需散失水分的克数。一般植物为125~1000克。蒸腾效率与蒸腾系数互为倒数。

12. 周长扩散：又称小孔律，是指气体通过小孔扩散的速度不与小孔面积成正比，而与小孔的周长成正比的现象。气孔是很小的孔，因此，水分通过气孔的蒸腾即循此规律。

13. 水分临界期：指作物对水分亏缺特别敏感的时期。此时缺水会使作物产量大幅度降低。

二、重点、难点释疑

1. 自由能和水势

当把一小块高锰酸钾结晶投入到一盛有纯水的烧杯中

时，高锰酸钾分子会迅速地由结晶处向烧杯中的其他地方迁移。这种迁移之所以能够发生，完全是由于结晶与烧杯中的其他地方存在着化学势差的结果。化学势就是在恒温恒压条件下，一摩尔的物质分子所具有的自由能，自由能则是在恒温恒压条件下物质能够用于作功的能量。所以化学势就是物质分子能够用于作功的能量的度量。其大小与物质的浓度或纯度呈正相关关系，并且它能够指示物质分子发生反应或产生运动的方向和限度。在上述系统中，高锰酸钾分子的迁移消耗的就是高锰酸钾的化学势或者说是高锰酸钾的自由能。正因为如此，高锰酸钾分子也只能由化学势较高的结晶向化学势较低的其他地方迁移，直到烧杯各处高锰酸钾的化学势都相等为止。这种物质分子顺着化学势梯度或浓度梯度迁移的现象就称为扩散。化学势用 μ 来表示，单位是耳格/摩尔或达因·厘米/摩尔。

在上述系统中高锰酸钾分子扩散的同时，水分子也在扩散，消耗的是水的化学势，是水中能够用于作功的能量度量。其大小当然能够指示水分子发生反应或产生运动的方向和限度，包括植物体内的水分运动。但是，任何物质分子的化学势的绝对值并不容易测定，水的化学势亦如此。我们通常所说的水的化学势实际上是一个差值，是系统中水的化学势与 0°C 、 $1.013 \times 10^5 \text{ pa}$ 下纯水的化学势之差。尽管纯水的化学势的绝对值也不易测定，但人们可以规定一个值来作为纯水的化学势，其他溶液的水的化学势就通过与纯水的化学势的值进行比较而得到。

但是，在植物生理学上，一般并不以水的化学势差的大小来指示水分运动的方向和限度，而是以水势的大小来指示

的。水势就是每偏摩尔体积水的化学势差，就是水的化学势差被水的偏摩尔体积来除所得的商。即：

$$\psi = \frac{\Delta u}{\bar{V}} = \frac{u_w - u_{w_0}}{\bar{V}}$$

式中 ψ 表示的是水势； u_w 表示的是系统中的水化学势； u_{w_0} 表示的是纯水的化学势； Δu 表示的是化学势差； $\bar{V}$ 表示的是水的偏摩尔体积，是指在恒温恒压条件下，一定浓度的溶液中，一摩尔的某组分在混合物中所体现出来的体积。或者说是在一定的温度、压力条件下，一定浓度的足够大量的溶液中，加入一摩尔的某组分所引起的物系体积的增量。现举一例来说明。

在 20°C 、 $1.013 \times 10^5 \text{Pa}$ 下，一摩尔纯水的体积是 18.09ml ，一摩尔纯乙醇的体积是 58.35ml ，但二者相混合后的体积并不等于 $18.09 + 58.35 = 76.44 \text{ml}$ ，而是 74.40ml 。就是说在这个系统中，一摩尔的水所体现出来的体积已不再是 18.09ml （而是 17.0ml ），一摩尔的乙醇所体现出来的体积也不再是 58.35ml （而是 57.40ml ）。这 17.0ml 和 57.40ml 就分别是水和乙醇在此混合物中此条件下的偏摩尔体积。

水势的大小决定于化学势差的大小，纯水的化学势最大，并规定在 0°C 、 $1.013 \times 10^5 \text{Pa}$ 下为 0，所以纯水的水势也最大，在 0°C 、 $1.013 \times 10^5 \text{Pa}$ 下也为 0。其他的任何溶液（在开放系统中）都由于溶液中溶质的存在，降低了水的自由能而使水的化学势都小于纯水，全为负值。水势当然也比纯水小，也全为负值。

水势的大小能够指示水分发生反应或产生运动的方向和限度，并且与化学势差所指示的完全相同，无论在植物体外还是在植物体内，水分总是顺着水势梯度由高水势区流向低水势区。

水势的单位是压力单位，达因/厘米²，这可由

$$\psi = \frac{\Delta u}{V} \text{ 推出。通常以帕斯卡 (pa) 来表示。}$$

2. 植物细胞的渗透吸水

成熟的植物细胞外为纤维素和果胶质组成的细胞壁，中央有一个大的液泡，细胞壁和液泡之间的则是细胞的原生质体。从物质透过角度讲，细胞壁是一个完全的透性膜，水分和溶质都可以自由地透过。而原生质膜和液泡膜则是分别透性膜。而且原生质膜和液泡膜之间的中质也并非是何种物质都能容易透过的结构。这样我们就有充分的理由将细胞的整个原生质体(原生质膜、液泡膜和中质)看作是一个分别透性膜。液泡中是具有一定渗透势的溶液，那么植物细胞所处的环境溶液的情况就不外乎三种。即环境溶液的水势高于细胞的水势(高水势液)；环境溶液的水势低于细胞的水势(低水势液)；环境溶液的水势与细胞的水势相等(等水势液)。但不论处在何种情况下，植物细胞与外界溶液之间都能够发生渗透作用，只不过在第三种情况下，由于细胞内外无水势差的存在，外观上没有水分进出细胞的现象发生。所以说一个成熟的植物细胞与外界环境溶液共同构成了一个渗透系统，能够发生渗透作用。

植物细胞以渗透吸水为主，吸水的动力来自细胞内外的水势之差，那么，植物细胞的水势又该如何计算呢？

成熟的植物细胞中央有大的液泡，其内充满着具有一定渗透势的溶液，所以渗透势肯定是细胞水势的组分之一，它是由于细胞液中溶质的存在而使细胞水势的降低值。因此又称为溶质势，用 ψ_s 表示。由于纯水的渗透势最大，并规定为 0，所以任何溶液的渗透势都比纯水要小，全为负值。当细胞处在高水势溶液中时，细胞吸水，体积扩大，由于细胞原生质体和细胞壁的伸缩性不同，前者大于后者，所以细胞的吸水肯定会使细胞的原生质体对细胞壁产生一种向外的推力，即膨压。反过来细胞壁也会对细胞原生质体，对细胞液产生一种压力，这种压力是促使细胞内的水分向外流的力量，这就等于增加了细胞的水势。这个由于压力的存在而使细胞水势的增加值就称为压力势，用 ψ_p 表示。其方向与渗透势相反，一般情况下为正值。此外，细胞质为亲水胶体，细胞的膜结构和细胞壁中含有的亲水性物质以及细胞中可能存在的毛细管都能吸收一定量的水分，这就等于降低了细胞的水势。这种由于细胞的胶体物质(衬质)的亲水性及毛细管力的存在而引起的水势降低值就称为细胞的衬质势，以 ψ_m 表示。所以说，植物细胞的吸水不仅决定于细胞的渗透势 ψ_s ，压力势 ψ_p ，而且也决定于细胞的衬质势 ψ_m 。一个典型的植物细胞的水势应由三部分组成，即 $\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_m$ 。

从作用效果看， ψ_s 和 ψ_m 是使水分由细胞外向细胞内流的力量； ψ_p 则是使水分由胞内向外渗的力量，就是说 ψ_s 和 ψ_m 的符号与 ψ_p 的符号恰相反， ψ_s 和 ψ_m 为负，而 ψ_p 为正。

理论上细胞的水势 ψ_w 应由 ψ_s 、 ψ_p 和 ψ_m 三部分组成，

但 ψ_s 、 ψ_p 和 ψ_m 在细胞水势 ψ_w 中所占的比重则是随着细胞的发育时期及细胞所处的状态的改变而变化的。就 ψ_m 来讲，干燥种子和未形成液泡的细胞中， ψ_m 是一个很大的负值；而在有液泡的细胞中，由于细胞的衬质部分已被水饱和， ψ_m 等于零或接近于零，其绝对值很小 (< 0.1)，相对于绝对值很大的水势来讲，就十分的微不足道了。因此，在计算有液泡细胞水势的时候， ψ_m 通常可以省略掉。即有液泡细胞的水势可以公式 $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ 进行表示和计算。当 ψ_w 低于外界溶液时，细胞即可吸水。

在一般情况下，细胞的 ψ_p 为正值，但处于强烈蒸腾环境中的细胞的 ψ_p 为负值，而不为正值。细胞蒸腾失水，细胞体积缩小，最后可失去膨压而达到萎蔫程度，但此时一般并不能引起质壁分离，原因是水与细胞壁的附着力很强。这样在原生质体收缩时，细胞壁被向里拉，甚至发生褶皱变形。同时，细胞壁产生的反作用力使原生质体和细胞液处于张力的状态。张力相当于负的压力，在计算水势时应取负值。因此，在产生张力时，细胞的水势将变得比 ψ_s 更负。

3. 根系吸水及水分沿导管或管胞上升的动力

植物体水分的获得主要借助于根系对土壤中水分的吸收。根系的吸水方式有两种，即主动吸水和被动吸水。主动吸水是由于根系本身的生理活动而引起的水分吸收，与地上部分的活动无关，吸水动力是根压。被动吸水由蒸腾作用而引起，而与根系的活动无关，吸水动力是蒸腾拉力。那么根压和蒸腾拉力是如何产生的呢？

关于根压产生的机制现在还不很清楚，一般是用渗透理论来解释，为更好地理解这个理论，必须首先了解植物体的

结构。

植物体从空间上可分为三个部分，即共质体、外质体和液泡。共质体是指植物体中所有细胞中活的部分，即是指整个植物体的原生质总体。由于各细胞原生质之间有许多胞间联丝相连，所以共质体是一个连续的系统或体系。质外体则是指细胞壁、细胞间隙和木质部导管等原生质体以外的部分。水分和溶质可以在其中自由扩散。和共质体不同，质外体是不连续的，由于内皮层凯氏带的存在，内皮层就将质外体分隔成为两个区域，其一在内皮层外，包括皮层部分的细胞壁、细胞间隙，这部分可以和土壤溶液之间保持水分和溶质的扩散平衡；另一区域在中柱内，包括中柱部分的细胞壁、细胞间隙及成熟的导管。内外两部分外质体之间的水分和溶质的交流，都只有通过内皮层细胞的原生质体部分来进行。液泡由于有液泡膜和原生质体隔开，所以它既不属于质外体，也不属于共质体，而且它们也不连续成整体。

渗透理论认为：土壤中含有丰富的离子，在质外体的外部（皮层），离子随土壤溶液进入质外体直至内皮层，溶液中的离子可被活细胞主动吸收，即由质外体进入共质体。在共质体中，这些离子可以通过胞间连丝从一个细胞运至另一个细胞，通过内皮层进入中柱的活细胞。之后细胞中的离子又被动地扩散到导管中，即由共质体进入质外体。其结果，内皮层以外的质外体离子浓度降低，水势增高，而内皮层以内的质外体离子浓度增高，水势降低。这样内外质外体之间就形成了一个水势梯度，于是水经过内皮层的渗透作用而进入中柱，进入导管，使导管内产生一种静水压力即根压，水分即沿导管上升。

问题在于，离子如何会在皮层中从质外体进入共质体？又如何会在中柱中由共质体进入质外体？原因在于，皮层中氧浓度较高，可以发生足够强的呼吸作用，产生足够的能量以利于离子的主动吸收，并能够维持细胞中离子浓度高于质外体的状态，离子就能由质外体进入共质体。但在中柱中，由于中柱距离外环境较远，并且氧气在进入中柱以前已被利用了一部分，氧浓度可能较低，呼吸强度较低，不足以提供足够的能量以维持细胞中离子浓度高于外界的状态。于是离子就由共质体顺着浓度梯度而扩散至质外体导管中。正是由于离子的这一进一出，才造成内皮层内外的质外体之间水势的差异，形成了根系主动吸水的力量。已有实验证明，导管溢泌液中氧浓度较低，可算是一个间接的证据。

很多实验证明土壤溶液的水势对植系吸收水分有很大的影响，如木质部汁液的水势等于或高于土壤溶液的水势时即不能吸水；如低于土壤溶液水势方可从环境吸水。同时呼吸强度能明显地影响根系的主动吸水。所有这些都是对渗透理论的支持。

蒸腾拉力是由于蒸腾作用而产生的。由于蒸腾，靠近气孔下腔的叶肉细胞含水量减少，水势降低，向相邻细胞吸取水分，当相邻细胞水势减低时，转向其相邻细胞吸水，如此依次传递而直至向导管吸水。这就尤如造成了一种将导管中的水向上拉的力量。这种由于蒸腾作用产生的一系列水势梯度使导管中水分上升的力量就称为蒸腾拉力。

主动吸水和被动吸水并存，但二者在根系吸水过程中的比重却很不相同。一般被动吸水占有很大的比重，主动吸水很少。所以蒸腾拉力是根系吸水 and 水分沿导管或管胞上升的